

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

MODÈLES DES CARACTÉRISTIQUES DES BRANCHES DU PIN GRIS

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR

ERIC BEAULIEU

AOÛT 2010

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

REMERCIEMENTS

Je reconnais l'appui financier du CRSNG qui a rendu ce projet possible. Merci à mon directeur, Frank Berninger, dont l'ouverture et le flair m'ont poussé à amener ce projet bien au-delà des ambitions originales. Je suis également reconnaissant du soutien financier qu'il m'a accordé avec lequel j'ai pu m'émanciper davantage grâce à des expériences de terrain et des conférences. Merci à Robert Schneider, un homme de bon conseil, qui a toujours été disponible, en particulier à l'aube des étapes critiques du processus d'apprentissage. Je suis reconnaissant de leur apport incontournable et du fait qu'ils m'ont proposé des chemins qui ont conduit au succès. Merci à Tony Zhang, mon co-directeur et Chhun-Huor Ung, un des membres de mon comité d'évaluation, qui ont généreusement partagé leur expertise au profit de ce projet. Merci à tout le monde de la Chaire de recherche en productivité forestière qui m'ont soutenu et aidé à surmonter les obstacles. Je reconnais l'implication d'Isabelle Duchesne et Edwin Swift qui ont collaboré au projet avec le jeu de données du Nouveau-Brunswick. Merci à tous les assistants de terrain qui ont contribué à récolter les données au fil des ans. Merci à tous les autres qui lisent ces lignes.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	iii
LISTE DES FIGURES	vii
LISTE DES TABLEAUX	ix
RÉSUMÉ	xi
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
Problématique	1
État des connaissances	4
CHAPITRE I	
MODELING JACK PINE BRANCH CHARACTERISTICS	9
1.1 Abstract	10
1.2 Introduction	11
1.3 Materials and Methods	13
1.3.1 Site Selection	13
1.3.2 Tree and branch measurements	14
1.3.3 Model construction	14
1.4 Results	19
1.4.1 Number of branches	19
1.4.2 Models for individual branches	24
1.5 Discussion	30
1.6 Conclusion	36
CONCLUSION GÉNÉRALE	37

LISTE DES FIGURES

1.1	Number of branches (nodal and internodal) compared to annual shoot length as a function of annual shoot number	19
1.2	Comparison of distribution for the number of branches (observed) . . .	20
1.3	Distribution for branch insertion angle (observed)	24
1.4	Comparison of distribution for branch diameter	27

LISTE DES TABLEAUX

1.1	Plot characteristics	15
1.2	Descriptive statistics of branches used for models	18
1.3	Variable abbreviations	18
1.4	Descriptive statistics for the number of branches (observed)	19
1.5	Coefficients for models for number of branches (with SE)	20
1.6	Random effects (SD) for models of the number of branches	21
1.7	Prediction errors for models for number of branches	21
1.8	Coefficients for insertion angle models (with SE)	24
1.9	Random effects (SD) for branch insertion angle models	24
1.10	Prediction errors for branch insertion angle models	25
1.11	Descriptive statistics for branch diameter (observed)	27
1.12	Coefficients for branch diameter models (with SE)	29
1.13	Random effects (SD) for branch diameter models	30
1.14	Prediction errors for branch diameter models	30

RÉSUMÉ

Quatre-vingt-trois tiges ont été échantillonnées dans trois régions de l'Est du Canada de façon à modéliser trois caractéristiques des branches du pin gris : le nombre de branches par pousse annuelle, l'angle d'insertion et le diamètre. Des modèles linéaires généralisés à effets aléatoires ont été privilégiés. Des différences dans les caractéristiques des branches observées entre les branches nodales et internodales nous ont poussés à séparer les modèles par type de branche (nodal versus internodal). Le nombre de branches nodales est proportionnel à la longueur de la pousse annuelle. Le nombre de branches internodales augmente lui aussi avec la longueur de la pousse annuelle, mais diminue avec l'âge de l'arbre. L'angle d'insertion dépend essentiellement du numéro de la pousse annuelle en partant de l'apex (i.e. l'âge de la branche). Les modèles prédisant le diamètre des branches étaient les plus complexes avec la position verticale de la branche et la taille de l'arbre (DHP et hauteur totale) comme groupes de variables explicatives significatives. Les effets aléatoires à l'échelle de la région et de la parcelle étaient infimes par rapport à ceux à l'échelle de l'arbre et de la pousse annuelle. L'importance des effets aléatoires à l'échelle de l'arbre pourrait être un symptôme du contrôle génétique sur le nombre de branches et, dans une moindre mesure, sur le diamètre des branches. L'interaction entre l'angle d'insertion et le diamètre est relativement forte puisque tous les modèles qui les utilisaient montraient de meilleures statistiques d'ajustement, à l'exception du modèle d'angle d'insertion des branches internodales. Ces résultats nous portent à croire que des variables supplémentaires à l'échelle de l'arbre, de la pousse annuelle et de la branche devraient être examinées dans l'espoir de mieux comprendre la dynamique des branches.

Mots clés : branchaison, qualité du bois, nombre de branches, diamètre de branche, angle d'insertion de branche, *Pinus banksiana*

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Problématique

La pénurie en bois de sciage dans l'Est du Canada est attribuable à la plus faible disponibilité des espèces traditionnellement utilisées à cette fin. Depuis les années 90, les scieries ont dû s'adapter aux changements en espèces et en dimensions du bois extrait de la forêt (Haygreen et Bowyer, 1989). Parmi ces espèces, le pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.) est le conifère qui croît le plus rapidement au cours des 20 premières années dans son aire de répartition, après le mélèze laricin (*Larix laricina* (Du Roi) K. Koch) (Rudolph et Laidly, 1990). On le retrouve principalement dans des peuplements purs, du fleuve Mackenzie dans les Territoires du Nord-Ouest à l'Île du Cap-Breton en Nouvelle-Écosse (Rudolph et Laidly, 1990). Le pin gris représente plus de 20% du volume en résineux au Canada (Law et Valade, 1994) et son bois est utilisé à la fois par les industries du bois d'œuvre et des pâtes et papiers (Duchesne, 2006). C'est aussi la deuxième espèce la plus plantée au Québec (21,3 millions de plants sur 13,2 milliers d'hectares en 2005) (MRNF, 2007).

La densité de plantation des résineux au Québec est passée de 2500 au milieu des années 70 à 1750 plants à l'hectare au milieu des années 90 (Guy Prigent, communication personnelle). Ce changement a été entrepris afin de réduire les coûts de plantation et d'éclaircie, tout en augmentant le diamètre à hauteur de poitrine (DHP) au moment de la première éclaircie et ultimement réduire l'âge de rotation. Cependant, la durée de rotation influence non seulement la rentabilité financière, mais aussi les propriétés du bois et conséquemment sa qualité et sa valeur (Clark et al., 1996). Les propriétés du bois affectées par un raccourcissement de la durée de rotation sont principalement la résistance et la rigidité en flexion qui diminuent en fonction de la proportion de bois juvénile (Duchesne, 2006).

L'industrie forestière canadienne a maintenu sa position internationale concurrentielle à cause de la disponibilité et le faible coût de la ressource en bois résineux. Au début des années 90, on craignait que cet avantage s'estompe substantiellement (Schuler et Meil, 1990). Comme cette crainte s'est concrétisée, l'industrie forestière se dirige maintenant vers une gestion intensive pour faire face au problème de la pénurie en bois de sciage. Le pin gris est une espèce propice à la gestion intensive puisque c'est une espèce pionnière dite intolérante à l'ombre qui se développe même sur les sols pauvres. Le problème le plus important avec le pin gris est la taille de ses branches et incidemment des nœuds de son bois qui ont été rapportés comme étant le principal défaut de déclassement (Zhang et al., 2005). De toute évidence, il existe une relation étroite entre la taille des nœuds et les propriétés mécaniques du bois (Forest Products Laboratory, 1999). Dans ce contexte de gestion intensive, il devient encore plus important de prêter attention à la qualité du bois, en particulier aux causes du déclassement par les nœuds.

La taille et l'angle des branches sont des variables clés parmi les facteurs qui influent sur la forme des nœuds (Lemieux et al., 1997). Le diamètre et l'angle d'insertion des branches, ainsi que leur distribution le long de la tige, sont connus comme étant associés aux conditions de croissance de l'arbre tout au long de sa vie. Les branches sont le support des organes photosynthétiques et nous ne pouvons malheureusement les retirer du système! Cependant, le développement plastique des arbres, soit leur capacité à allouer davantage de ressources à la croissance en hauteur ou en diamètre en fonction de la compétition (Govindaraju, 1984), est une occasion pour les sylviculteurs. Les caractéristiques du houppier et des branches peuvent être modifiées par les conditions de croissance (compétition) à travers des pratiques sylvicoles telles que le contrôle de la densité du peuplement, la distribution spatiale des arbres et le choix du site (Mäkinen et Colin, 1998). En fait, l'éclaircie des pinèdes grises résulte en une augmentation du DHP et du volume, mais également de la taille du houppier et du diamètre des branches (Zhang et al., 2006). Par exemple, dans les peuplements de pin gris où l'on a pratiqué l'éclaircie précommerciale de plus grande intensité, les nœuds représentent jusqu'à 50% du déclassement visuel des pièces de bois de sciage de 2 pouces (Zhang et al., 2005).

L'éclaircie peut être utilisée pour augmenter la taille des pièces de bois en distribuant la croissance du peuplement à moins d'arbres, ce qui pourrait aider à atténuer certains des problèmes dus à la pénurie d'arbres de grand diamètre. Toutefois, nous avons besoin de rassembler des connaissances plus précises sur les effets des traitements sylvicoles sur les peuplements de pin gris, en particulier sur leurs effets sur la structure du houppier durant toute la vie de l'arbre, et relier ses caractéristiques à la qualité du bois.

L'approche de plusieurs modèles basés sur les processus repose sur deux principaux postulats biologiques. Tout d'abord, l'équilibre fonctionnel régit le rapport entre les racines fines et la biomasse foliaire. Ensuite, le bilan hydrique et de la structure mécanique sont présentés par le rapport entre la surface d'aubier et la biomasse foliaire (Mäkelä, 1997). Ce dernier postulat est connu comme la théorie du modèle tubulaire qui est basé sur la relation entre la section transversale des organes non photosynthétiques à une hauteur donnée et la quantité de feuillage de ce niveau jusqu'à l'apex (Shinozaki et al., 1964). Comme l'a mentionné Mäkelä (2002), le rapport feuillage sur surface d'aubier a par la suite été étudiée dans le contexte d'une relation avec la conductivité de l'eau dans le tronc. Cette théorie a été adaptée pour fonctionner de manière dynamique dans un cadre de bilan du carbone.

Le développement du houppier diffère d'arbre en arbre selon l'idée que les arbres allouent leurs ressources en fonction de la disponibilité de l'environnement de lumière et/ou de l'espace physique. Un arbre en croissance libre croît avec un minimum d'auto-élagage, tandis qu'un arbre faisant face à une forte compétition se développe en hauteur autant que possible.

Plus récemment, ces modèles ont été utilisés en conjonction avec des modules de qualité du bois afin d'évaluer les effets des choix d'aménagement sur la croissance du pin sylvestre (Mäkelä et Mäkinen, 2003). Étant donné que cette méthode d'évaluer la qualité du bois s'est révélée être un succès (Mäkelä et Mäkinen, 2003; Kantola et al., 2007) et que le pin gris ressemble au pin sylvestre à divers égards, cette approche a été considérée comme la plus prometteuse dans notre contexte. En fait, la validation préliminaire de

Crobas pour le pin gris a montré des résultats prometteurs.

L'objectif de cette étude est de développer des modèles pour trois déterminants de la qualité du bois, soit le nombre de branches, leur angle d'insertion et leur diamètre pour chaque verticille à l'aide de variables des échelles supérieures (verticille, arbre et peuplement).

État des connaissances

Modélisation des arbres

Pour modéliser la croissance des arbres, nous nous basons sur les connaissances acquises sur les interactions de chacune de ses composantes avec son environnement. Les observations faites sur la forme des arbres nous ramènent à Leonard de Vinci qui a noté que le diamètre cumulé de toutes les branches d'un arbre à une hauteur donnée est égal au diamètre du tronc (Aratsu, 1998). La théorie du modèle tubulaire précise cette observation avec la relation directe entre la superficie d'aubier à une hauteur donnée et la biomasse foliaire au-dessus de cette hauteur (Shinozaki et al., 1964). Le concept peut être vu comme un tuyau reliant chaque unité de feuillage à son système racinaire respectif. Cette relation est de manière générale véridique, mais elle a toujours été une notion morphologique limitée (Sievänen et al., 2000).

Les modèles structure-fonction ont été développées plus récemment, en réponse à la nécessité d'examiner les processus physiologiques et leurs interactions avec l'environnement (à l'extérieur et à l'intérieur de l'arbre), avec la même précision (Bosc, 2000). L'un d'eux intègre à la fois le fondement théorique du concept de modèle tubulaire et des modules de qualité du bois. Ce modèle, appelé PipeQual, conceptualise les arbres comme des organismes structurés qui peuvent être divisés en trois niveaux principaux : la tige, les branches et le feuillage (Mäkelä et Mäkinen, 2003). Ces trois niveaux sont pertinents dans l'analyse des échanges entre les composants : l'arbre qui interagit avec l'environnement, les verticilles qui répartissent les ressources entre le tronc et les branches et les

branches qui supportent le feuillage où se produit la photosynthèse. En dépit de l'utilisation de trois échelles différentes, la plupart des équations impliquent des variables du niveau de l'arbre. Toutefois, il est généralement bien établi que les branches sont affectées dans leur croissance par l'intensité de la compétition, souvent associée à l'ombre projetée par le houppier des compétiteurs. Seules quelques études ont réussi à identifier l'ampleur de l'exactitude de cette relation. Par exemple, Mäkinen et Colin (1998) ont utilisé un indice de compétition dépendant de la distance afin de quantifier comment la carence en lumière influence la croissance des branches.

Des efforts ont également été faits par des auteurs tels que Bosc (2000) avec le modèle EMILION qui est basé sur des processus reliées au carbone et à l'eau et leurs interactions aux échelles de l'organe et de l'arbre. Élaborés pour des espèces de pin, ce modèle a montré qu'en vieillissant, les branches deviennent autonomes et ne contribuent que faiblement au fonctionnement global de l'arbre. Comme il n'y a pas plus beaucoup de carbone disponible, leur développement est limité et lorsque l'équilibre de carbone s'affaiblit la branche finit par mourir.

Relations du houppier et des branches

Avant le début de la seconde moitié du 20^e siècle, la forme du houppier était interprété en fonction du concept de dominance apicale. La dominance apicale est le contrôle exercé par le sommet de la pousse annuelle sur le débourrement des bourgeons latéraux (Cline, 1997). Cette théorie influente est parvenu à expliquer les différences de structure de houppier entre les espèces, en particulier entre la ramification excurrente de la plupart des espèces de conifères et déliquescente de la majorité des espèces de feuillus (Brown, 1971). La forme conique du houppier des conifères est expliquée par un contrôle apical fort, tandis que la forme ronde des essences feuillues dénote un contrôle apical faible (Cline, 1997). Les conifères ont ainsi tendance à allouer davantage de ressources à la flèche et moins aux branches plus basses, faisant de l'auto-élagage une caractéristique inhérente à ces arbres.

L'intérêt pour la modélisation des branches s'est intensifié dans les années 90. Dans un premier temps, les travaux ont été consacrés à l'impact de la provenance sur la structure du houppier et les résultats présentés étaient plutôt descriptifs. Peu après, des modèles de caractéristiques des branches ont été développés. La modélisation des branches des conifères a été essentiellement effectuée sur les principales espèces croissant en Europe, comme *Pinus sylvestris* (Mäkelä et al., 1997; Petersson, 1998; Mäkinen et Colin, 1998; Kellomäki et al., 1999; Mäkinen et Colin, 1999; Mäkinen, 1999b,a; Mäkelä et Vanninen, 2001; Mäkinen et Mäkelä, 2003; Mäkelä et Mäkinen, 2003; Ulvcrone et al., 2007) et *Picea abies* (Colin et Houllier, 1991; Colin et al., 1993; Houllier et al., 1995; Loubère et al., 2004; Kantola et al., 2007; Hein et al., 2007). D'autres travaux moins récents traitent de la branchaison de *Picea sitchensis* (Cochrane et Ford, 1978), *Pseudotsuga menziesii* (Kershaw et Maguire, 1990; Maguire et al., 1994; Maguire, 1994; Maguire et al., 1999; Briggs et al., 2007), *Pinus nigra* (Matziris, 1989; Meredieu et al., 1998), *Pinus taeda* (Doruska et Burkhart, 1994), *Pinus radiata* (Woollons et al., 2002) et *Pinus banksiana* (Morris et al., 1992).

Cinq variables principales ont été modélisées dans la littérature portant sur les branches par rapport à la qualité du bois : 1) le nombre total de branches, 2) le nombre de branches par verticille, 3) le diamètre des branches, 4) l'angle d'insertion des branches et 5) l'azimut des branches à l'intérieur du verticille.

Le nombre total de branches que portent un arbre est la conséquence des conditions de chacune des saisons de croissance auxquelles il a fait face. Dans la littérature liée à la modélisation des branches, seules quelques études ont utilisé le nombre total de branches comme un moyen de comprendre l'influence générale du contrôle génétique et de l'environnement sur la branchaison. Doruska et Burkhart (1994) ont lié le nombre total de branches vivantes à l'intérieur du houppier à la longueur du houppier pour le pin à encens (*Pinus taeda*). Le nombre de branches vivantes (par tranche de 1 m de long) a été lié à la distance de l'apex (Mäkinen et al., 2003). Un autre moyen de se concentrer sur le nombre total de branches est par le biais du nombre de verticilles qui dépend du DHP et de la longueur du houppier (Doruska et Burkhart, 1994). Toutefois,

le nombre de branches est généralement modélisé à l'aide de la croissance en hauteur car c'est une variable qui synthétise une série de variables environnementales, tel que la longueur de la saison de croissance. Plus la saison de croissance est longue, plus l'accroissement en hauteur de l'arbre est grand et plus le nombre de branches d'une pousse annuelle donnée est élevé (Colin et al., 1993). En effet, de nombreux auteurs se sont appuyés sur l'incrément en hauteur afin de prédire le nombre de branches par pousse annuelle (Houllier et al., 1995; Mäkelä et al., 1997; Mäkinen et Colin, 1999; Mäkelä et Mäkinen, 2003; Kantola et al., 2007; Hein et al., 2007). Colin et al. (1993) ont montré que le nombre de branches internodales diminue avec la distance de l'apex, donc que la variabilité du nombre de branches par pousse annuelle peut être expliqué, du moins en partie, par le numéro de l'unité de croissance (à partir de l'apex). Les branches nodales marquent la fin de la saison de croissance, tandis que les bourgeons internodaux sont dormants la première année et débourrent l'année suivante. Ceci suppose que le nombre de branches nodales dépend de la longueur de la saison de croissance courante et que le nombre de branches internodales des conditions de la suivante. La compétition n'a pas d'effet significatif sur le nombre de branches sur la flèche. De faibles relations avec le rapport hauteur/diamètre (Mäkinen et Colin, 1999; Hein et al., 2007), la hauteur de l'arbre, le DHP (Mäkelä et Mäkinen, 2003) et l'âge de l'arbre (Kantola et al., 2007) ont été ajoutées aux modèles du nombre de branches par pousse annuelle.

Le diamètre des branches est évidemment la variable la plus importante dans l'évaluation de l'impact des nœuds sur le déclassement du bois. Le diamètre des branches à l'insertion dans le tronc correspond à l'extension latérale du houppier et dépend du statut social et de l'historique de la densité du peuplement (Colin et al., 1993). Le diamètre des branches a été lié à la distance de l'apex, la hauteur de tige, le DHP et à la longueur relative du houppier (Colin et al., 1993; Houllier et al., 1995; Mäkinen et Colin, 1998; Meredieu et al., 1998; Loubère et al., 2004). En raison de l'impact des gros nœuds sur la qualité du bois, le diamètre de branche maximal par verticille a souvent été la variable privilégiée. Il est principalement dicté par le DHP et la profondeur dans le houppier (Maguire et al., 1991; Doruska et Burkhart, 1994; Maguire et al., 1999; Mäkinen et

Mäkelä, 2003; Mäkinen et al., 2003; Hein et al., 2007). La croissance des branches les plus hautes dans le houppier est plus dépendante des facteurs régionaux tels que le climat, tandis que les branches inférieures du houppier sont grandement affectés par des facteurs locaux comme la compétition (Mäkinen, 1999a).

L'angle d'insertion des branches est principalement liée à la distance de l'apex, le numéro de la pousse annuelle (à partir de l'apex) et le DHP (Colin et al., 1993; Houllier et al., 1995; Mäkelä et al., 1997; Mäkinen et Colin, 1998; Meredieu et al., 1998; Mäkinen et Mäkelä, 2003; Mäkinen et al., 2003; Kantola et al., 2007). D'autre part, il existe une relation étroite entre le diamètre et l'angle d'insertion (Houllier et al., 1995), qui est forte pour le pin gris (Drolet et al., 1971). L'angle d'insertion des branches vivantes du pin gris (diamètre supérieur à $\frac{1}{2}$ pouce) est en moyenne de 70 degrés (écart type de 16) (Drolet et al., 1971). Les branches ont tendance à s'affaïsser après les premières années de croissance pour *Picea abies*, *Pinus sylvestris* et plusieurs variétés de *Populus* (Franklin et Callaham, 1970). L'angle d'insertion d'une branche dépend du poids qu'elle soutient toute sa vie, à la fois de sa propre biomasse et des précipitations (Colin et al., 1993).

Seules quelques études ont traité de l'azimut de branches parce qu'on assume que les branches sont espacées régulièrement dans le verticille, sans agglomération systématique (Doruska et Burkhart, 1994; Mäkelä et al., 1997; Mäkelä et Mäkinen, 2003; Kantola et al., 2007). Toutefois, Lemieux et al. (1997) ont examiné la forme et la distribution des nœuds sur la surface de sept billes d'épinette de Norvège et leurs résultats montrent une concentration des branches au sud-est. Les branches du côté sud ont une croissance supérieure (Björklund, 1997; Lemieux et al., 1997, 2002). De plus, on a observé un nombre de branches vivantes plus grand et de plus grosses branches au sud-ouest pour le pin gris (Drolet et al., 1971) et au sud pour l'épinette de Sitka (Achim et al., 2006). L'azimut des branches pourrait alors être utile pour l'optimisation de la qualité du bois par la rotation appropriée du bois de sciage (Lemieux et al., 2000; Benjamin et al., 2007).

CHAPITRE I

MODELING JACK PINE BRANCH CHARACTERISTICS

Eric Beaulieu*, Robert Schneider*, Frank Berninger*,
Chhun-Huor Ung[†] and Edwin Swift[§]

* Département des Sciences biologiques, Université du Québec à Montréal, C.P. 8888, succursale Centre-Ville, Montréal, QC H3C 3P8, Canada.

[†] Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, Canadian Wood Fibre Centre, P.O. Box 13080, Ste-Foy, Québec, QC G1V 4C7, Canada.

[§] Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, Canadian Wood Fibre Centre, Atlantic Forestry Centre, P.O. Box 4000, Fredericton, NB E3B 5P7, Canada.

1.1 Abstract

A total of 83 trees were sampled in three regions of Eastern Canada in order to model branch characteristics (number of branches per annual shoot, branch insertion angle, and diameter). Generalized mixed-effect linear models were used to do so. Differences in branch characteristics according to branch type were also studied. The number of nodal branches is proportional to the annual shoot length. The number of internodal branches also increases with annual shoot length, but decreases with tree age. Insertion angle was mainly driven by annual shoot number from apex (branch age). The diameter models showed the most complexity with branch vertical position and tree size (DBH and total height) as groups of variables statistically significant. Region and plot random effects were minimal compared to the tree and annual shoot levels. Tree-level random effects were significant for every model and might be a symptom of genetic control on the number of branches and to a small extent branch diameter. Interaction between insertion angle and diameter is relatively strong, because all the models using them as independent variables (except for the model of insertion angle for-internodal branches) showed better fit statistics. These results lead us to believe that tree-, annual shoot- and branch-level variables should be further explored in order to better understand branch dynamics.

Keywords : branchiness, wood quality, number of branches, branch diameter, branch insertion angle, *Pinus banksiana*

1.2 Introduction

Jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.) is the second most planted species in the province of Quebec (MRNF, 2007) and is the fastest-growing conifer during the first 20 years in its native range, other than tamarack (*Larix laricina* (Du Roi) K. Koch) (Rudolph et Laidly, 1990). More and more pine stands are established as plantations and their management is gradually changing. The softwood plantation density in Quebec was decreased from 2500 stems ha⁻¹ in the mid 70's to 1750 stems ha⁻¹ in the mid 90's due to decreased post-plantation mortality and in order to increase the profitability of future thinnings (Guy Prigent, personal communication). This change could however significantly reduce wood quality. Previous studies have shown that the most serious problem with jack pine wood quality is branch size, where knots have been reported as the main lumber downgrading defect (Zhang et al., 2005). It is well known that knot size depends on stand density and methods are needed to understand how stand density and other factors interact on knot properties.

Under natural conditions, jack pine regenerates typically in pure dense stands after fire. Growing fast in the first few years, the lowest branches are generally self-pruned. This naturally prevents a great impact on the most valuable part of the lumber since branches and the resulting knots remain relatively small. In density controlled environments such as plantations or after pre-commercial thinning, branches are however more persistent and might grow more rapidly. Crowns may then vary from a clear, long and conic-shaped in free-to-grow environments to short and compact in dense stands, and to a neglected aspect in harsh soil and drainage conditions (Farrar, 1995). Another property of this species is the presence of internodal branches, i.e. branches formed along the annual shoot as opposed to nodal branches which are found at the top end of the annual shoot.

The only strong indicator of the number of branches per growth unit is the annual shoot length that synthesizes both the site and environmental growing conditions. The number of branches is known to be proportional to height increment and inversely proportional to tree age (Kantola et al., 2007). However, since height increment decreases with tree

age, it becomes hard to explicitly differentiate both. Density could also have an effect on the number of branches (Mäkinen et Colin, 1999) but the link is not clearly established (Briggs et al., 2007). However, height/diameter ratio, a measure of competition that is mainly controlled by density, was found to influence the number of branches per unit length (Mäkinen et Colin, 1999). Studies of understory balsam fir showed that both the apical dominance ratio and the number of branches increase with light availability (Parent et Messier, 1995; Duchesneau et al., 2001). The number of branches is also believed to be partly determined by genetic control (Vestøl et al., 1999).

Only a few studies showed results with an emphasis on branch type for species with internodal branches. For Sitka spruce, the number of internodal branches is greater than that of the nodal branches in the top half of the tree (Achim et al., 2006). Below the mid-point of the stem, the number of internodal branches decreases more rapidly than the nodal branches.

Branch insertion angle has been mainly related to the distance from the apex, the annual shoot number (starting from the apex), and DBH (Colin et al., 1993; Houllier et al., 1995; Mäkelä et al., 1997; Mäkinen et Colin, 1998; Meredieu et al., 1998; Mäkinen et Mäkelä, 2003; Mäkinen et al., 2003; Kantola et al., 2007). On the other hand, there is a close relationship between diameter and insertion angle (Houllier et al., 1995). Branches have the tendency to flatten out after the first few years of growth for *Picea abies*, *Pinus sylvestris*, and for several *Populus* varieties (Franklin et Callaham, 1970). Insertion angle depends on both the branch biomass and the precipitations it supports during its lifespan (Colin et al., 1993). Insertion angle tends to decrease with age as its biomass increases and pushes it down under gravity. There is also an opposing force advantaging the growth of branches with acute angle with respect to stem that usually have easier access to light (Samson et al., 1996; Wilson, 2000).

Branch diameter was found to depend on social status and stand density history (Colin et al., 1993). It has been related to the distance from the apex, stem height, diameter at breast height (DBH), and crown ratio (Colin et al., 1993; Houllier et al., 1995; Mäki-

nen et Colin, 1998; Meredieu et al., 1998; Loubère et al., 2004). Because of the impact of large knots on wood quality, maximum branch diameter within a whorl has often been the preferred variable. It is mainly dictated by DBH and crown depth (Maguire et al., 1991; Doruska et Burkhardt, 1994; Maguire et al., 1999; Mäkinen et Mäkelä, 2003; Mäkinen et al., 2003; Hein et al., 2007). The growth of branches higher in the crown is more dependent of site factors such as climate and site fertility, while branches lower in the crown are largely affected by local factors such as competition (Mäkinen, 1999a). Increasing stand density hasten the thinning of rings and death of the branches (Mäkinen, 1999a). Achim et al. (2006) found that nodal branches are larger than internodal branches.

The objective of the paper is to study the relationships between certain branch characteristics (number of branches per annual shoot, branch insertion angle and diameter) and branch, tree and stand variables. Generalized mixed-effect linear models are used to model these variables.

1.3 Materials and Methods

1.3.1 Site Selection

Naturally regenerated and planted jack pine stands were sampled in three sites in Eastern Canada : Petawawa Research Forest (Ontario), Smurfit-Stone freehold (Quebec), and Eel River Bridge (New Brunswick). Stands were mostly on deposits of outwash, fluvial, and aeolian origin with a few tills. Soils were mostly sandy textured podzols and drainage varied from good to excellent. The sites were chosen as to obtain a variety of representative combinations of stand density, age, and site indices (SI). Density ranged from 583 to 3850 stems ha^{-1} , age from 21 to 79 years old, and SI (at 20 years of age) from 5.9 to 14.0 m (Table 1.1). More specifically, the Ontario site was an initial spacing trial composed of 2 different spacings : 7' and 14' spacing. The Quebec sites were composed of operational plantations ranging in age from 21 to 37 years and in density from 1775 to 3850 stems ha^{-1} . Naturally regenerated, untended stands were also sampled

with the following characteristics : 61 to 79 years old, 2075 to 2625 stems ha^{-1} and 6.5 to 9.5 m in SI. The Eel River Bridge site was precommercially thinned at age 16 (Zhang et al., 1998). The 4', 7' and 9' spacings were sampled. Stand and tree characteristics at time of sampling can be found in Table 1.1. For all sites, stand conditions before thinning were assumed to have no effect on the branch characteristics within the crown due to the long time that had passed since thinning.

1.3.2 Tree and branch measurements

Sample tree selection is detailed in Schneider et al. (2008a). In summary, diameter at breast height (DBH) of all the live trees in the plots was measured and they were cored at breast height to calculate annual DBH increment. The DBH distribution was then divided into 3 equally sized classes, and at least one sample tree per size class was randomly selected in the stand. After felling, total stem height and height to live crown base, defined as the lowest live nodal whorl (containing at least one live branch) not separated by the main crown by more than one dead whorl, were noted. The height of every whorl was recorded and identified as nodal or internodal. Nodal branches are at the top of each annual shoot, while internodal branches are generally smaller branches along the internode (between nodal whorl of a given year and previous year). Branch measurements included whorl type, whorl height, stem diameter at whorl base, state (dead/alive), the diameter at the base of the branch (above the swell, about 5 cm from the insertion point), and insertion angle (with 90° being the horizontal). A summary of the descriptive statistics of data used to build the models is compiled in Table 1.2. All abbreviations for the variables used in the models are enumerated in Table 1.3.

1.3.3 Model construction

A few steps were required to come to the final models presented in this study. First, a stepwise linear regression was used as to identify the most important independent variables. Second, these variables were tested in a mixed-effects model with region, plot, tree, and annual shoot random effects applied on the intercept. The most non-significant

Tableau 1.1 Plot characteristics

Plot	Stand Density (ha ⁻¹)	G (m ² ha ⁻¹)	DBH (mm)	Site Index (H ₂₀ , m)	#	Age (years)
Ontario						
1	1441	38.7	185.0	14.0	10	41
3	583	28.8	251.0	14.0	6	41
Québec						
51	2032	11.1	83.4	7.8	3	21
52	2159	20.9	110.9	9.2	3	22
53	2200	24.2	118.3	9.3	3	22
54	1775	15.2	104.5	9.2	3	22
56	2150	11.6	83.0	6.7	3	21
58	2925	13.6	76.9	8.3	3	21
59	3850	11.0	60.3	6.1	3	22
60	2850	12.5	74.7	6.6	3	21
64	3225	12.0	68.9	6.7	1	24
65	2275	19.9	105.5	10.4	3	21
66	2325	22.9	112.1	5.9	3	37
67*	2275	24.1	116.1	7.0	3	79
68*	2075	29.7	135.0	9.0	3	77
69*	2625	39.5	138.4	9.5	3	79
70*	1400	24.2	148.2	9.5	3	61
71*	1850	25.5	132.4	8.0	3	59
72*	2350	18.4	99.8	6.5	3	62
New Brunswick						
102*	3150	39.2	125.8	9.0	6	56
104*	2200	40.4	153.0	9.0	6	56
105*	2175	20.2	108.7	9.0	6	56

* : Natural regeneration, G : Stand Basal Area,
 DBH : Quadratic Mean DBH, # : Number of Sample Trees

variable was removed iteratively until only significant variables were left, as proposed by Littell et al. (1996). Third, different combinations of transformations were tested. All hierarchical level random effects were initially added, with the non-significant levels deleted in the final models. Random effects were then tested in interaction with the independent variables.

Generally, whorl type was used as a segregation factor, with the nodal and internodal branches being modeled separately. The models predicting branch insertion angle and branch diameter were estimated using linear mixed-effects regressions, and the models for the number of branches used a mixed-effect Poisson regression. On an annual shoot, there is always one nodal whorl and 0 to n internodal whorls. For the model of the number of internodal branches, the number of internodal whorls was tested as an independent variable. The Poisson regressions use all the branches (live and dead) located above the live crown base.

Insertion angle and branch diameter were modeled using a linear mixed-effect model as previously described. Since these variables have been reported to be strongly related, two types of models were developed. For branch insertion angle, a first model was tested without branch diameter, and a second model with branch diameter included in the list of independent variables. The same was done for branch diameter, where one model used the insertion angle and the second without. All live branches above live crown base were used for these models.

Random effects were examined at region, plot, tree, and annual shoot levels. All of the models were calibrated using the lme (Pinheiro et al., 2008) and lmer (Bates et al., 2008) procedures in R, respectively for models of the number of branches and models for individual branches (insertion angle and diameter). Model evaluation was done using residual plots and the Akaike information criterion (AIC), the Bayesian information criterion and the log-likelihood (Pinheiro et al., 2000). Lastly, three model prediction errors were used in characterizing each model (Mäkinen et al., 1999). These were the mean error (Eq. 1.1), the absolute mean error (Eq. 1.2), and the mean square error (Eq.

1.3) :

$$E = \sum (y - \hat{y})/n \quad (1.1)$$

$$|E| = \sum |y - \hat{y}|/n \quad (1.2)$$

$$E^2 = \sum (y - \hat{y})^2/n \quad (1.3)$$

Tableau 1.2 Descriptive statistics of branches used for models

Region	#	All branches	All branches above crown base		All live branches above crown base	
		NBT*	NNB	NIB	D (mm)	IA (°)
Ontario	16	365.8 (34.7)	4.4 (1.7)	5.6 (3.9)	11.3 (9.2)	59.2 (16.4)
Québec	49	244.2 (46.5)	4.0 (1.6)	2.5 (2.9)	8.7 (6.6)	69.9 (19.1)
NB	18	366.5 (29.4)	3.7 (1.4)	2.9 (2.5)	9.5 (7.2)	69.3 (17.9)
All	83	294.2 (39.0)	4.0 (1.6)	3.1 (3.1)	9.4 (7.4)	67.4 (18.8)

* : Number of branches per tree (% green), # : Number of Sample Trees, NB : New Brunswick

Tableau 1.3 Variable abbreviations

NNB Number of nodal branches	IA Insertion angle (°)
NIB Number of internodal branches	D Diameter (mm)
ASL Annual shoot length (cm)	RHWC Relative height within crown (%)
DI Diameter increment at BH (mm)	HB Height to branch (cm)
TH Tree total height (cm)	RH Relative height (HB/TH)
NIW Number of internodal whorls	DBH Diameter at breast height (mm)
ASNFB Annual shoot number from base	WNFA Whorl number from apex
ASNFA Annual shoot number from apex	HCB Height to crown base (cm)
N and IN	Nodal and internodal
IC	Intercept
SE and SD	Standard error and standard deviation
α	Random effect
ε	Residual error
Subscripts r, p, t, a, w, b stand for region, plot, tree, annual shoot, whorl, branch	

1.4 Results

1.4.1 Number of branches

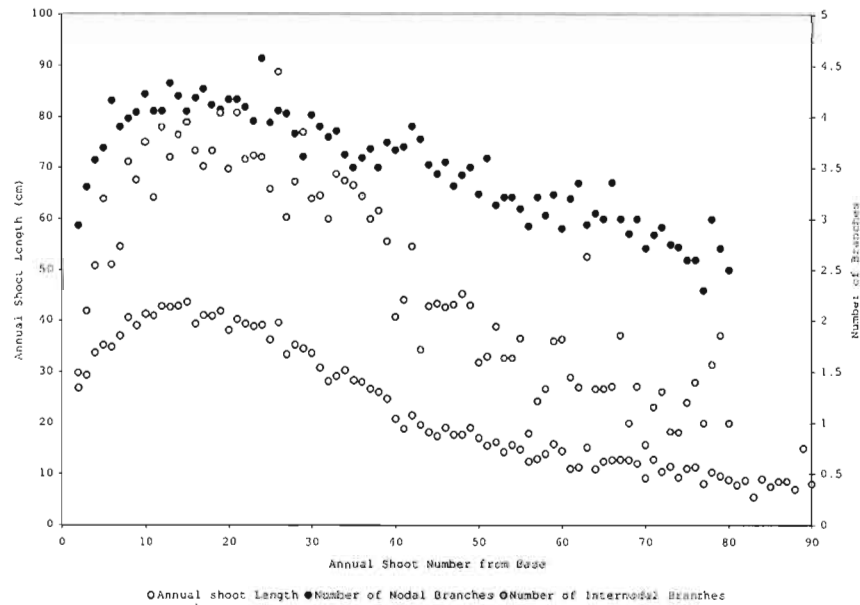


Figure 1.1 Number of branches (nodal and internodal) compared to annual shoot length as a function of annual shoot number

Tableau 1.4 Descriptive statistics for the number of branches (observed)

	Min.	1st Qu.	Median	Mean	Mode	3rd Qu.	Max.	SD	CV
N	1	3	4	4.0	3	5	20	1.6	40%
IN	0	0	3	3.1	0	5	22	3.1	100%

SD : Standard Deviation, CV : Coefficient of Variance (SD/Mean)

Number of nodal branches

The mean number of nodal branches produced each year is rather constant throughout tree life (Figure 1.1) as it is shown by a lower variation coefficient (standard deviation / mean) of 40% than that of the number of internodal branches (Table 1.4). A period of the first 40 years of tree life starts from and finishes with the production of almost

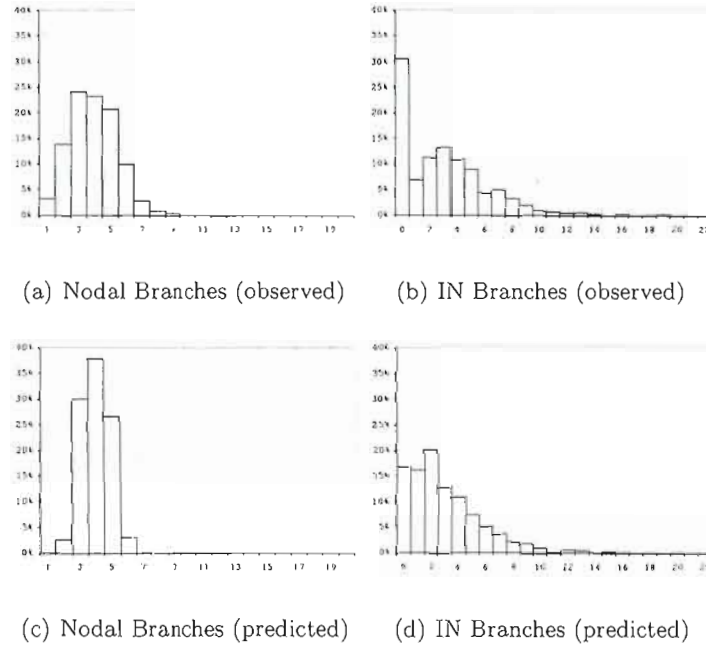


Figure 1.2 Comparison of distribution for the number of branches (observed)

4 branches, and peaks to a little less than 5 in between (Figure 1.1). After 40 years, a slight decrease is then observed to a minimum of a little less than three branches for the oldest whorls. The frequency distribution of the number nodal branches resembles that of a normal distribution whereas that of the internodal branches is more of inversed J-distribution (Figure 1.2). Frequencies in the lowest classes are overestimated by the model of the number of internodal branches.

Tableau 1.5 Coefficients for models for number of branches (with SE)

Model	a0 (IC)	a1 (L)	a2 (DI)	a3 (NIW)	a4 (HB)	a5 (ASNFB)
NNB	0.6763	0.1928	0.1266			
(Eq. 1.5)	(0.0637)	(0.0220)	(0.0207)			
NIB	-1.4974			0.8853	0.2926	-0.0171
(Eq. 1.7)	(0.4893)			(0.0668)	(0.0799)	(0.0030)

Tableau 1.6 Random effects (SD) for models of the number of branches

Model	Plot	Tree	AnnualShoot
	(α_{rp})	(α_{rpt})	(α_{rpta})
NNB (Eq. 1.5)	IC	0.0267	
NIB (Eq. 1.7)	IC	0.3291	0.3453
NIB (Eq. 1.7)	NIW	0.1987	0.2561

Tableau 1.7 Prediction errors for models for number of branches

Model	AIC	E	E	E^2
NNB (Eq. 1.5)	735.5	-0.0049	0.9796	1.8729
NIB (Eq. 1.7)	1921	0.0253	1.0037	2.3189

The number of nodal branches was modeled using a mixed effect Poisson regression

$$NNB_{rpta} \sim Pois(\lambda_{NNB}) \quad (1.4)$$

where

$$\lambda_{NNB} = a_0 + a_1 \ln(ASL_{rpta}) + a_2 \ln(DI_{rpt}) + \alpha_{rpt} \quad (1.5)$$

- a_0 to a_2 fixed effect parameters
- α_{rpt} tree-level random effect, where $\alpha_{rpt} \sim N(0, \sigma_{rpt}^2)$

The model shows that the number of nodal branches is proportional to both annual shoot length and DBH increment (Table 1.5). The importance of the annual shoot length is greater than that of diameter increment. Finally, the only significant random effect is at tree level (Table 1.6). The |E| error is close to 1 and similar to the result for the model for internodal branches (Table 1.7).

Number of internodal branches

The number of internodal branches follows the same trend as that of the annual shoot length with regards to shoot age (Figure 1.1). In the first 20 years, both the number of

internodal branches and shoot length increases until it reaches its maximum. Thereafter, both decrease. Nevertheless, the major difference compared to the number of nodal branches is a higher coefficient of variation of 100% (Table 1.4). As trees get older, the proportion of internodal branches on annual shoot decreases.

As with the number of nodal branches, the number of internodal branches was modeled using mixed effect Poisson regression.

$$NIB_{rpta} \sim Pois(\lambda_{NIB}) \quad (1.6)$$

where

$$\begin{aligned} \lambda_{NIB} = & a_0 + a_3 \ln(NIW_{rpta}) + a_4 \ln(HB_{rpta}) + a_5 ASNFB_{rpta} \\ & + \alpha_{rp} + \alpha_{rpt} + \alpha_{rpta} + \alpha_{rpNIW} \cdot \ln(NIW_{rpta}) \\ & + \alpha_{rptNIW} \cdot \ln(NIW_{rpta}) + \alpha_{rptaNIW} \cdot \ln(NIW_{rpta}) \end{aligned} \quad (1.7)$$

- a_0 to a_5 are fixed effect parameters
- $\alpha_{rp}, \alpha_{rpt}, \alpha_{rpta}, \alpha_{rpNIW}, \alpha_{rptNIW}$ and $\alpha_{rptaNIW}$ are random effects, where :
 - $\alpha_{rp} \sim N(0, \sigma_{rp}^2)$
 - $\alpha_{rpt} \sim N(0, \sigma_{rpt}^2)$
 - $\alpha_{rpta} \sim N(0, \sigma_{rpta}^2)$
 - $\alpha_{rpNIW} \sim N(0, \sigma_{rpNIW}^2)$
 - $\alpha_{rptNIW} \sim N(0, \sigma_{rptNIW}^2)$
 - $\alpha_{rptaNIW} \sim N(0, \sigma_{rptaNIW}^2)$

The model shows that the number of internodal branches is proportional to both annual shoot length and the height of the tip of annual shoot and is inversely proportional to the annual shoot number from base. As with the model to predict the number of nodal branches, the logarithmic transformation of annual shoot length greatly improved the model. Random effects were significant at all levels apart from region (Table 1.6). This is the only model where a random effect is applied to an independent variable, in this case NIW. The errors are all worse than for the model for nodal branches, especially for E^2 that is over 2 (Table 1.7).

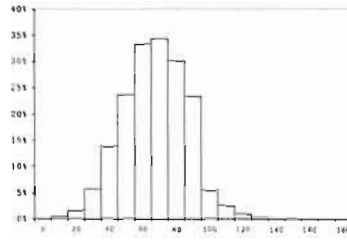


Figure 1.3 Distribution for branch insertion angle (observed)

Tableau 1.8 Coefficients for insertion angle models (with SE)

Model	b0 (IC)	b1 (D)	b2 (ASNFA)	b3 (RHWC)
N without D (Eq. 1.8)	46.4919 (3.1505)		7.9524 (0.3662)	
N with D (Eq. 1.9)	58.1179 (2.6437)	-1.0587 (0.0320)	11.3580 (0.6862)	-9.3302 (1.8721)
IN (Eq. 1.8)	53.2549 (2.8324)		8.0506 (0.4150)	

1.4.2 Models for individual branches

Insertion angle

Insertion angle is fairly normally distributed with the only particularity of a break after 90° class (Figure 1.3). Branches of more than 90° represent 4.8% of the nodal branches and 5.8% of the internodal type. Mean insertion angle of nodal and internodal branches is 66.0° and 69.2°, respectively. The difference is small however, it was found during model

Tableau 1.9 Random effects (SD) for branch insertion angle models

Model	Region	Plot	Tree	AnnualShoot	Residual
Model	(α_r)	(α_{rpt})	(α_{rpta})	(α_{rpta})	(ε_{rpta})
N without D (Eq. 1.8)	5.0310	0.0188	7.1869	5.0389	15.3877
N with D (Eq. 1.9)	0.0063	2.1804	7.4215	5.6774	13.7274
IN (Eq. 1.8)	3.8717	4.0607	7.2184	6.0952	13.8273

Tableau 1.10 Prediction errors for branch insertion angle models

Model	AIC	E	E	E^2
N without D (Eq. 1.8)	44403.1	0.0000	11.5522	216.5012
N with D (Eq. 1.9)	43433.97	0.0000	9.8880	167.2852
IN (Eq. 1.8)	32872.82	0.0000	10.0079	169.9006

construction that the internodal variable was significant. Therefore, it was decided to build separate models for nodal and internodal branches. Linear mixed-effect models are used to relate insertion angle to the different independent variables. Moreover, models were built with (Eq. 1.9) and without (Eq. 1.8) branch diameter.

Two equations encompass the four model options for the prediction of insertion angle :

$$IA_{rptawb} = b_0 + b_2 \ln(ASNFA_{rpta}) + \alpha_r + \alpha_{rp} + \alpha_{rpt} + \alpha_{rpta} + \varepsilon_{rpta} \quad (1.8)$$

$$IA_{rptawb} = b_0 + b_1 D_{rptawb} + b_2 \ln(ASNFA_{rpta}) + b_3 RHW C_{rptaw} + \alpha_r + \alpha_{rp} + \alpha_{rpt} + \alpha_{rpta} + \varepsilon_{rpta} \quad (1.9)$$

where

- b_0 to b_3 are fixed effect parameters
- $\alpha_r, \alpha_{rp}, \alpha_{rpt}$ and α_{rpta} are random effects, where :
 - $\alpha_r \sim N(0, \sigma_r^2)$
 - $\alpha_{rp} \sim N(0, \sigma_{rp}^2)$
 - $\alpha_{rpt} \sim N(0, \sigma_{rpt}^2)$
 - $\alpha_{rpta} \sim N(0, \sigma_{rpta}^2)$
- ε_{rpta} is the model error, where $\varepsilon_{rpta} \sim N(0, \sigma^2)$

The model of insertion angle is straightforward with one significant covariate in all four model options (Table 1.8). The insertion angle is proportional to branch age (ASNFA). The branch diameter was significant only for the model for nodal branches where it improved the AIC, whereas no other variable was found significant for the internodal branches. Nodal branches tend to bend down as they get bigger (D) and deeper within crown (RHW C). For models not including diameter as a significant covariate b_0 and b_2 were higher for internodal branches. The intercept and the coefficient of branch age slightly increased with the inclusion of diameter in the model for nodal branches. The random effects account for a high proportion of the variance, with the importance of the hierarchal levels as follows : tree, annual shoot level, region, and plot (Table 1.9). Prediction errors (Table 1.10) show the best results (smallest $|E|$ and E^2) for the model for nodal branches including D.

Diameter

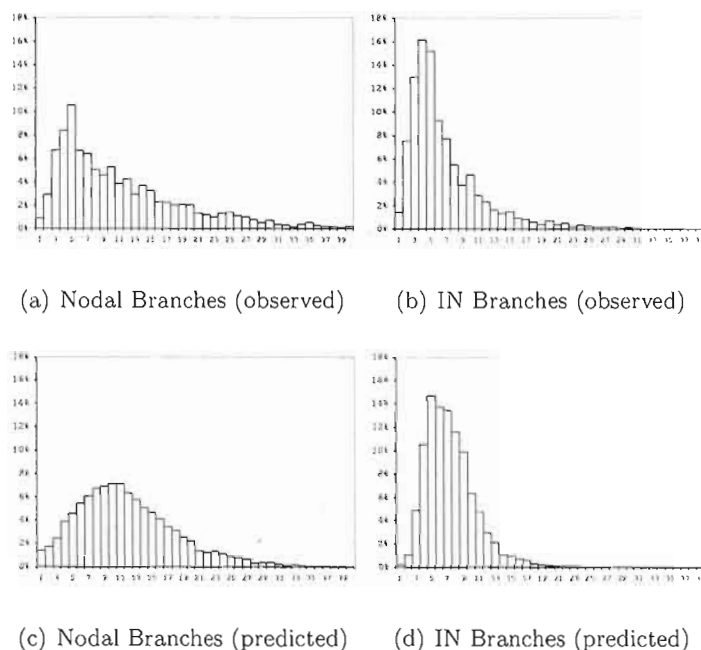


Figure 1.4 Comparison of distribution for branch diameter

Tableau 1.11 Descriptive statistics for branch diameter (observed)

	Min.	1st Qu.	Median	Mean	Mode	3rd Qu.	Max.
N	1	5	9	11.4	5	15	58
IN	1	4	5	6.8	4	8	41

Nodal branches are on average 86% larger in diameter than internodal branches on the same annual shoot. Modes are 4 and 5 mm for nodal and internodal branches, respectively. Both distributions are positively skewed (skewness of N : 1.38, IN : 2.25) and leptokurtic (positive kurtosis values of N : 2.04, IN : 7.09), with a kurtosis especially high for internodal branches (Figure 1.4). The distribution of the predicted values (as of the models with insertion angle) is similar although the distribution of nodal branches is flatter (Figure 1.4).

The following models were found to be the most suitable to predict branch diameters :

$$\begin{aligned}
 D_{rptawb} = & c_0 + c_3 H B_{rptaw} + c_2 T H_{rpt} + c_4 R H_{rptaw} + c_5 D B H_{rpt} \\
 & + c_6 \ln(W N F A_{rptaw}) + c_8 H C B_{rpt} + c_9 R H W C_{rptaw} \\
 & + \alpha_r + \alpha_{rp} + \alpha_{rpt} + \alpha_{rpta} + \varepsilon_{rpta}
 \end{aligned} \tag{1.10}$$

$$\begin{aligned}
 D_{rptawb} = & c_0 + c_2 T H_{rpt} + c_3 H B_{rptaw} + c_4 R H_{rptaw} + c_7 A S N F A_{rpta} \\
 & + c_6 W N F A_{rptaw} + \alpha_r + \alpha_{rp} + \alpha_{rpt} + \alpha_{rpta} + \varepsilon_{rpta}
 \end{aligned} \tag{1.11}$$

$$\begin{aligned}
 D_{rptawb} = & c_0 + c_1 I A_{rptawb} + c_3 H B_{rptaw} + c_6 \ln(W N F A_{rptaw}) \\
 & + c_2 T H_{rpt} + c_4 R H_{rptaw} + c_5 D B H_{rpt} + c_8 H C B_{rpt} \\
 & + c_9 R H W C_{rptaw} + \alpha_r + \alpha_{rp} + \alpha_{rpt} + \alpha_{rpta} + \varepsilon_{rpta}
 \end{aligned} \tag{1.12}$$

-- -

$$\begin{aligned}
 D_{rptawb} = & c_0 + c_2 T H_{rpt} + c_3 H B_{rptaw} + c_1 I A_{rptawb} + c_4 R H_{rptawb} \\
 & + c_7 \ln(A S N F A_{rpta}) + \alpha_r + \alpha_{rp} + \alpha_{rpt} + \alpha_{rpta} + \varepsilon_{rpta}
 \end{aligned} \tag{1.13}$$

where

- c_0 to c_9 are fixed effect parameters
- $\alpha_r, \alpha_{rp}, \alpha_{rpt}$ and α_{rpta} are random effects as defined for the insertion angle models
- ε_{rpta} is the model error as defined for the insertion angle models

The diameter model appears as the most complex since many covariates were statistically significant : several height measurements (branch height, tree total height, and relative height), and whorl (or annual shoot) number from apex. DBH, crown height and relative height within crown are only significant in the model for nodal branches and annual shoot number from apex only significant for internodal branches. All of them have a positive coefficient (Table 1.12) with the exception of height to branch, whorl

Tableau 1.12 Coefficients for branch diameter models (with SE)

Model	c0 (IC)	c1 (IA)	c2 (TH)	c3 (HB)	c4 (RH)	c5 (DBH)	c6 (WNFA)	c7 (ASNFA)	c8(HCB)	c9(RHWC)
N without IA	12.1809		0.0294	-0.0447	15.3377	0.0565	1.3334		0.0083	6.0685
(Eq. 1.10)	(2.1407)		(0.0027)	(0.0026)	(2.2063)	(0.0084)	(0.2332)		(0.0022)	(1.8111)
N with IA	-6.2411	-0.1590	0.0281	-0.0433	16.5404	0.0567	2.5249		0.0088	5.1121
(Eq. 1.11)	(1.9004)	(0.0047)	(0.0030)	(0.0025)	(2.1328)	(0.0099)	(0.2238)		(0.0024)	(1.7238)
IN without IA	-5.5710		0.0262	-0.0266	9.2329		-0.0974	0.1431		
(Eq. 1.12)	(1.3765)		(0.0022)	(0.0023)	(1.5727)		(0.0353)	(0.0491)		
IN with IA	-0.4189	-0.0669	0.0219	-0.0224	7.8070			0.6097		
(Eq. 1.13)	(1.2346)	(0.0042)	(0.0013)	(0.0014)	(1.4630)			(0.1917)		

Tableau 1.13 Random effects (SD) for branch diameter models

Model	Region	Plot	Tree	AnnualShoot	Residual
Model	(α_r)	(α_{rp})	(α_{rpt})	(α_{rpta})	(ϵ_{rpta})
N without IA (Eq. 1.10)	1.7102	0.5410	1.2558	2.1495	5.8001
N with IA (Eq. 1.11)	0.3794	0.7424	1.6277	2.2717	5.1631
IN without IA (Eq. 1.12)	0.3643	0.1286	0.9272	1.5853	3.8575
IN with IA (Eq. 1.13)	0.0015	0.3117	0.9659	1.6305	3.7157

Tableau 1.14 Prediction errors for branch diameter models

Model	AIC	E	E	E^2
N without IA (Eq. 1.10)	34188.51	0.0000	4.1023	30.3733
N with IA (Eq. 1.11)	33187.17	0.0000	3.5916	23.4845
IN without IA (Eq. 1.12)	22618.01	0.0000	2.5098	13.3751
IN with IA (Eq. 1.13)	22377.41	0.0000	2.4282	12.3067

number from apex for the model for internodal branches, and insertion angle. When insertion angle was added, it was the most significant covariate, and improved both models as indicated by the AIC (Table 1.14). For the internodal branch diameter, the whorl number from apex became non-significant. The inclusion of insertion angle also caused some minor changes of coefficient values without sign change. Random effects account for a lower proportion explanation of variability than the insertion angle model, with high residuals, followed by annual shoot level, tree level, region, and plot-level random effects (Table 1.13). Despite the complexity of models for diameter, the absolute mean errors rather high with $|E|$ ranging from 2.4 to 4.1 mm (Table 1.14).

1.5 Discussion

There is a certain level of organization in the way branches are distributed along the annual shoot. In pines in general, and jack pine specifically, they agglomerate in whorls. As the annual shoot elongates, internodal buds are formed until the end of the growing season is marked by the formation of the nodal whorl. This organization brings intrin-

sis differences in their growth behavior, which can be observed in differing number of branches formed each year, insertion angle and diameter. Recent studies showed the importance of branch type (nodal versus internodal) in modeling crown development (Achim et al., 2006; Weiskittel et al., 2007). In jack pine, there are on average more nodal branches than internodal branches per annual shoot. Insertion angle is only a little more acute for nodal branches, but they grow faster and live longer than internodal branches. Although branch dynamics were not studied here, it can be assumed that the same processes as that of Sitka spruce are at work (Achim et al., 2006) : the larger nodal branches tend to shade the internodal branches, slowing the internodal branch growth and reducing their survival probabilities.

Annual shoot length is without a doubt the best explanatory variable of the number of nodal branches. It seems a good proxy for the environmental conditions needed for bud burst and branch growth initiation. The mean number of nodal branches appears to be age invariant, and varies slightly with the annual shoot length. These results follow previously published data. The number of nodal branches were found to be proportional to annual shoot length for Norway spruce (Colin et al., 1993; Kantola et al., 2007; Hein et al., 2007) and Scots pine (Mäkelä et al., 1997; Mäkinen et Colin, 1999; Mäkelä et Mäkinen, 2003). Cardinal direction might play a role as branches were more numerous on the north side as found by Achim et al. (2006). However, cardinal direction was only available for a subsample of our trees, such that its effect on any branch characteristic could not be studied in depth.

The best model predicting the number of internodal branches includes the number of internodal whorls. Preliminary work shows that the number of internodal whorls is proportional to shoot length and inversely proportional to tree age. In summary, for trees with the same number of internodal whorls, stems with better height growth produced more internodal branches. Dominant trees are thus better prepared to insure their apical dominance in case of top damage. Achim et al. (2006) showed for Sitka spruce that the number of internodal branches per annual shoot was higher than that of nodal branches. However this branch type was also characterized by faster self-pruning,

leading to a decreasing number of them at live crown base. In the model of Weiskittel et al. (2007) there were also more internodal branches compared to nodal branches, but as the tree aged, less of them formed. These results are similar to those presented here, where the number of internodal branches depends on the number of internodal whorls that is proportional to annual shoot length, which in turn decreases rapidly when the tree is older than 10-15 years. A trend towards a rapid decrease in internodal branches near live crown base was observed but variables such as RHCW were not significant in our model. Self-pruning was minimal close to live crown base even in stands where thinning was performed.

Mäkinen et al. (1998) showed that the branch insertion angle mainly depends on branch age. Our models all suggest that branch age is the main driver of insertion angle for jack pine. Insertion angle vertical profile of jack pine is also similar to what was observed in other studies (Mäkinen et al., 1998; Meredieu et al., 1998). This profile is characterized by a rapid increase of insertion angle in the upper part of the crown followed by slower trend towards tree base. As with jack pine Roeh et al. (1997) observed that Douglas-fir branch insertion angle rarely exceeds right angle. Branch insertion angle is dictated by two main opposed forces : gravity and counteracting reaction wood formation. As the branch increases in size and weight, it inevitably bends down (Brown, 1971), independently of branch type. On the basis of the insertion models where branch diameter is not included, internodal branches present higher insertion angles that change at higher rate with branch age, when compared to the nodal branches. Nodal branches stay longer closer to stem. When branch diameter increases, especially in vigorous trees, it can compensate by removing foliage in the inner crown thus reducing branch weight and preventing bending down (Xu et al., 1998). This hypothesis can however not be tested with our jack pine data. It could explain how nodal branches can stay alive longer without producing noticeable radial increment. However in order to better understand the effect of branch inclination on radial growth we must use branch curve function parameters instead of insertion angle. Branches can also prolong life by reaching light by bending the branch tip upwards (Wilson, 2000). In all of the insertion

angle models, the variances of the random effects and the residuals are high. In other words, there is a large variation around the trends predicted by the models.

The branch diameter models are the most complex with the highest number of independent variables. Branch position (e.g. height of branch, relative height, whorl and/or shoot number) has a predominant effect on branch diameter. The quantity of light a branch receives inevitably affects its capacity to grow throughout its life. With a snapshot view of branch diameter, it is hard to understand the dynamics of shading and competition between branches and neighboring trees. Nevertheless, it was expected that competition would have a direct effect on branch diameter. To this end, a few authors succeeded in including distance-dependant competitive indices to predict branch diameter (e.g. Mäkinen et Colin, 1998; Umeki et Kikuzawa, 2000). Competition indices were not found to improve branch characteristics models. Competition effects are felt more in the lower crown (Mäkinen, 1999a) and branches at that position might not be numerous enough in our dataset to make variables like stand density emerge as a statistically significant independent variable. On the other hand, Colin et al. (1993) suggested that branch diameter is determined by factors that are linked to growth conditions such as stand history. Tree size variables such as DBH and total height can be considered as good indicators of past stand development. Tree size might then be sufficient to account for the past growth conditions and ultimately for the variability of branch diameters, as asserted by Mäkinen et Colin (1998). Tree size (total height and DBH) was actually important in our model, leading to the fact that dominant trees have larger branches. For Scots pine, branch growth variability can be partly explained by heritability (Haapanen et al., 1997). It could also be the case for jack pine. Mäkinen (1999a) showed that branches have the highest growth rates in their first years. The same can be deduced from our models, where mean annual branch growth (branch diameter/branch age) follows an inverse exponential function with branch age. Although the data was not sufficient to verify it, cardinal direction may also play a significant role, where southern branches are bigger due to differential light interception (Achim et al., 2006). On top of that Rouvinen et Kuuluvainen (1997) suggested that the crown asymmetry

is more strongly weighted towards directions that depend on solar radiation than on competition.

The random effects account for a large proportion of the variance in all of the models. The region- and plot-level random effects account for only a small proportion of the total variance in the models of individual branches (insertion angle and diameter). Region random effect was the highest in the models predicting diameter without insertion angle (nodal branches) and insertion angle without diameter (nodal branches). Among the inter-region differences, the nodal branches in Ontario were noticeably larger than those in the internodal whorls. By including the other branch characteristic (branch diameter in the insertion angle model and insertion angle in the branch diameter model), the inter-region differences were reduced to the point that the associated random effect significantly decreased. More specifically, the importance of the D-IA interaction was sufficient to replace region-level random effect by branch level fixed effects. Insertion angle significantly improved the prediction of diameter. The opposite was only true for nodal branches. Stand-level variables, such as stand density and site index were found to be statistically significant in any of the models. Moreover, random effects at that level were always minimal. Mäkinen et al. (2003) also found that stand-level variables only slightly improved his models for Norway spruce and that stem properties were sufficient to reliably predict branch characteristics. Inter-tree variability was present in every model and the only significant random effect level in the model predicting the number of nodal branches. Tree level random effects were also found to be important in determining the number of branches per shoot in Scots pine (Mäkinen et al., 1999). We suggest the hypothesis that the number of nodal branches is under genetic control. Beside genetic differences have already been used to explain tree random effects for ring density (Jaakkola et al., 2005; Schneider et al., 2008b). Tree and annual shoot random effects were generally more important and variables at the branch or whorl level might need to be further explored. In other words, either spatial (e.g. inter and intra crown competition) or dynamic models might help reduce the importance of the random effects. For example, in all models of diameter, the finest scale (annual shoot)

accounted for the most random effects. Foliage biomass distribution across the branch length could help cover a part of this variability. Branch foliage biomass in dominant trees is more evenly distributed than in suppressed trees, but as crown ratio increases it tends to be located in the outer crown (Xu et Harrington, 1998).

1.6 Conclusion

Coefficients of the models found in this study show that branch type is important to efficiently predict the branch characteristics. Interaction between branch insertion angle and diameter has been depicted in the models as an important feature of crown development dynamics. On the other hand competition was expected to play a role in the prediction of branch diameter but tree size variables were sufficient to relate past growth conditions. High annual shoot-level random effect in models predicting branch diameter indicate more precise measurements should be tested as independent variables to predict this variable. Cardinal direction and branch foliage biomass localization on the branch should be considered potential helpers in the prediction of branch growth. In the same logic there is also a need to develop dynamic crown models with this kind of data. As a result of the comparative examination of the models from this study and that from a similar approaches (Mäkinen et Colin, 1998, 1999), generic models of branch characteristics is plausible for a better general understanding of wood quality determinants.

- -

CONCLUSION GÉNÉRALE

Le comportement des trois déterminants importants de la qualité du bois pour le pin gris a été présenté dans cette étude : le nombre de branches, leur angle d'insertion et leur diamètre. Il est maintenant clair que le type de verticille est un élément important tant pour le nombre de branches par pousse annuelle que pour le diamètre des branches. Le nombre de branches nodales est lié à la longueur de la pousse annuelle comme il a été observé dans plusieurs autres études. La relation entre le nombre de branches internodales et le nombre de verticilles internodaux a été testée et donne des résultats de prédiction satisfaisants. La variable la plus difficile à prédire est l'angle insertion qui est proportionnelle à l'âge de la branche. La force de gravité est sans aucun doute le principal moteur de l'augmentation de l'angle d'insertion avec l'âge d'une branche, mais une série de variables environnementales, telles que le vent et les précipitations, devraient aussi être pris en considération. Les modèles du diamètre des branches étaient complexes considérant que le type de branche, les variables de dimension des arbres, la hauteur et l'âge de la branche faisaient partie des covariables significatives. Une fois de plus, la direction cardinale et la localisation de la biomasse du feuillage sur la branche devraient être des variables à considérer à l'avenir.

À ce jour, les modèles basés sur les processus n'ont pas été utilisés pour faire le pont entre l'aménagement des peuplements de pin gris et la simulation du sciage pour évaluer la qualité du bois. Dans les provinces de l'Est du Canada, différents dispositifs expérimentaux sont disponibles, ce qui constitue une bonne source de données pour évaluer les effets des choix de gestion sur la qualité des bois. Des données historiques sont aussi disponibles pour ces peuplements, ce qui est une condition préalable à l'établissement des relations entre la densité des peuplements et la qualité des produits. Pour y parvenir, un simulateur de scierie (Optitek©) pourrait être utilisé pour évaluer l'effet de différents scénarios

sylvicoles sur la qualité du bois d'œuvre. Cela se ferait en trois étapes : 1 - simuler la croissance des arbres avec PipeQual adapté au pin gris qui donnerait une image 3D de l'arbre (défilement, localisation, dimension et angle d'insertion des branches), 2 - simuler le tronçonnage en billes et le sciage de chacune des billes avec Optitek© afin d'obtenir les coordonnées (x, y, z) des coins de chaque pièce de bois sortante et 3 - définir les caractéristiques des nœuds et procéder à la classification du bois d'œuvre en utilisant les caractéristiques des branches.

Nous avons développé des modèles de branche pour le nombre de branches, leur angle d'insertion et leur diamètre à chaque verticille, avec des variables d'échelles supérieures (verticille, arbre et peuplement). Ensuite, nous pourrions lier ces relations avec les modèles de croissance des arbres, intégrer les données à l'intérieur d'un simulateur de sciage et finalement simuler différents traitements sylvicoles et examiner leurs répercussions sur le volume et la qualité du bois. L'hypothèse principale est qu'une grande proportion du bois du pin gris pourrait être déclassé si les régimes actuels d'aménagement étaient maintenus ou si l'éclaircie n'est effectuée que quelques années après que la hauteur - moyenne des arbres du peuplement ait atteint la hauteur de la bille de pied.

RÉFÉRENCES

- Achim, A., B. Gardiner, J. Leban, et R. Daquitaine. 2006. « Predicting the branching properties of Sitka spruce grown in Great Britain », *New Zealand Journal of Forestry Science*, vol. 36, no. 2/3, p. 246–264.
- Aratsu, R. 1998. « Leonardo was wise : Trees conserve cross-sectional area despite vessel structure », *Journal of Young Investigators*, vol. 1, no. 1, p. 1–20.
- Bates, D., M. Maechler, et B. Dai. 2008. *lme4 : Linear mixed-effects models using S4 classes*. R package version 0.999375-28.
- Benjamin, J., Y. Chui, et S. Zhang. 2007. « A method to assess lumber grade recovery improvement potential for black spruce logs based on branchiness », *Forest Products Journal*, vol. 57, no. 12, p. 34–41.
- Björklund, L. 1997. « The interior knot structure of *Pinus sylvestris* stems », *Scandinavian Journal of Forest Research*, vol. 12, no. 4, p. 403–412.
- Bosc, A. 2000. « EMILION, a tree functional-structural model : Presentation and first application to the analysis of branch carbon balance », *Annals of Forest Science*, vol. 57, p. 555–569.
- Briggs, D., L. Ingaramo, et E. Turnblom. 2007. « Number and diameter of breast-height region branches in a Douglas-fir spacing trial and linkage to log quality », *Forest Products Journal*, vol. 57, no. 9, p. 28–34.
- Brown, C. L. 1971. *Trees Structure and Function*, chapitre Growth and Form, p. 125–167. New York : Springer-Verlag.

- Clark, III, A., R. H. Mcalister, J. Saucier, et K. Reitter. 1996. « Effect of rotation age on lumber grade, yield, and strength of unthinned loblolly pine », *Forest Products Journal*, vol. 46, no. 1, p. 63–68.
- Cline, M. 1997. « Concepts and terminology of apical dominance », *American Journal of Botany*, vol. 84, no. 8, p. 1064–1064.
- Cochrane, L. A. et E. D. Ford. 1978. « Growth of a Sitka spruce plantation : Analysis and stochastic description of the development of the branching structure », *Journal of Applied Ecology*, vol. 15, no. 1, p. 227–244.
- Colin, F. et F. Houllier. 1991. « Branchiness of Norway spruce in north-eastern France : modelling vertical trends in maximum nodal branch size », *Annales des sciences forestières*, vol. 48, p. 679–693.
- Colin, F., F. Houllier, H. Joannes, et A. Haddaoui. 1993. « Modélisation du profil vertical des diamètres, angles et nombres de branches pour trois provenances d'épicéa commun », *Silvae Genetica*, vol. 42, no. 4-5, p. 206–222.
- Doruska, P. F. et H. E. Burkhart. 1994. « Modeling the diameter and locational distribution of branches within the crowns of loblolly pine trees in unthinned plantations », *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 24, no. 12, p. 2362–2376.
- Drolet, J., R. M. Newham, et T. B. Tsay. 1971. Branchiness of jack pine, black spruce and balsam fir in relation to mechanized delimbing. Rapport, Forest Management Institute.
- Duchesne, I. 2006. « Effect of rotation age on lumber grade yield, bending strength and stiffness in jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.) natural stands », *Wood and Fiber Science*, vol. 38, no. 1, p. 84–94.
- Duchesneau, R., I. Lesage, C. Messier, et H. Morin. 2001. « Effects of light and intraspecific competition on growth and crown morphology of two size classes of understory balsam fir saplings », *Forest Ecology and Management*, vol. 140, no. 2-3, p. 215–225.

- Farrar, J. 1995. *Trees in Canada*. Canadian Forest Service.
- Forest Products Laboratory. 1999. Wood handbook - wood as an engineering material. Rapport, U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Forest Products.
- Franklin, E. et R. Callaham. 1970. « Multinodality, branching, and forking in lodgepole pine (*Pinus contorta* var. *murrayana* Engelm.) », *Silvae Genetica*, vol. 19, no. 5/6, p. 180–184.
- Govindaraju, D. R. 1984. « Path analysis of the changes in quantitative characters in jack pine », *New Phytologist*, vol. 97, no. 4, p. 691–696.
- Haapanen, M., P. Velling, M. Annala, et F. Samfund. 1997. « Progeny trial estimates of genetic parameters for growth and quality traits in Scots pine. », *Silva Fennica*, vol. 31, no. 1, p. 3–12.
- Haygreen, J. et J. Bowyer. 1989. *Forest Products and Wood Science : An Introduction*. Iowa State University Press.
- Hein, S., H. Mäkinen, C. Yue, et U. Kohnle. 2007. « Modelling branch characteristics of Norway spruce from wide spacings in Germany », *Forest Ecology and Management*, vol. 242, p. 155–164.
- Houllier, F., J.-M. Leban, et F. Colin. 1995. « Linking growth modelling to timber quality assessment for Norway spruce », *Forest Ecology and Management*, vol. 74, p. 91–102.
- Jaakkola, T., H. Mäkinen, et P. Saranpää. 2005. « Wood density in Norway spruce : changes with thinning intensity and tree age », *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 35, no. 7, p. 1767–1778.
- Kantola, A., H. Mäkinen, et A. Mäkelä. 2007. « Stem form and branchiness of Norway spruce as a sawn timber— predicted by a process based model », *Forest Ecology and Management*, vol. 241, p. 209–222.

- Kellomäki, S., V.-P. Ikonen, H. Peltola, et T. Kolström. 1999. « Modelling the structural growth of scots pine with implications for wood quality », *Ecological Modelling*, vol. 122, p. 117–134.
- Kershaw, Jr, J. A. et D. A. Maguire. 1990. « Longevity and duration of radial growth in Douglas-fir branches », *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 20, p. 1690–1695.
- Law, K.-N. et J. L. Valade. 1994. « Status of the utilization of jack pine (*Pinus banksiana*) in the pulp andpaper industry », *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 24, no. 10, p. 2078–2084.
- Lemieux, H., M. Beaudoin, et F. Grondin. 2000. « A model for the sawing and grading of lumber according to knots », *Wood and Fiber Science*, vol. 32, p. 179–188.
- Lemieux, H., M. Beaudoin, et S. Zhang. 2002. « Improving structural lumber quality in a sample of *Picea mariana* logs sawn according to the knots », *Wood and Fiber Science*, vol. 34, no. 2, p. 266–275.
- Lemieux, H., M. Samson, et A. Usenius. 1997. « Shape and distribution of knots in a sample of *Picea abies* logs », *Scandinavian Journal of Forest Research*, vol. 12, p. 50–56.
- Littell, R., G. Milliken, W. Stroup, et R. Wolfinger. 1996. *SAS system for mixed models*. SAS Institute, Cary, NC.
- Loubère, M., L. Saint-André, J. Hervé, et G. Vestøl. 2004. « Relationships between stem size and branch basal diameter variability in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karsten) from two regions of France », *Annals of Forest Science*, vol. 61, p. 525–535.
- Maguire, D. 1994. « Branch mortality and potential litterfall from Douglas-fir trees in stands of varying density », *Forest Ecology and Management*, vol. 70, no. 1, p. 41–53.
- Maguire, D., J. Kershaw, et D. Hann. 1991. « Predicting the effects of silvicultural regime on branch size and crown wood core in Douglas-fir », *Forest Science*, vol. 37, no. 5, p. 1409–1428.

- Maguire, D., M. Moeur, et W. Bennett. 1994. « Models for describing basal diameter and vertical distribution of primary branches in young Douglas-fir », *Forest Ecology and Management*, vol. 63, no. 1, p. 23–55.
- Maguire, D. A., S. R. Johnston, et J. Cahill. 1999. « Predicting branch diameters on second-growth Douglas-fir from tree-level descriptors », *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 29, p. 1829–1840.
- Mäkelä, A. 1997. « A carbon balance model of growth and self-pruning in trees based on structural relationships », *Forest Science*, vol. 43, no. 1, p. 7–24.
- . 2002. « Derivation of stem taper from the pipe theory in a carbon balance framework », *Tree Physiology*, vol. 22, p. 891–905.
- Mäkelä, A. et H. Mäkinen. 2003. « Generating 3D sawlogs with a process-based growth model », *Forest Ecology and Management*, vol. 184, p. 337–354.
- Mäkelä, A. et P. Vanninen. 2001. « Vertical structure of Scots pine crowns in different age and size classes », *Trees*, vol. 15, p. 385–392.
- Mäkelä, A., P. Vanninen, et V.-P. Ikonen. 1997. « An application of process-based modelling to the development of branchiness in Scots pine », *Silva Fennica*, vol. 31, no. 3, p. 369–380.
- Mäkinen, H. 1999a. « Effect of stand density on radial growth of branches of Scots pine in southern and central Finland », *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 29, p. 1216–1224.
- . 1999b. « Growth, suppression, death, and self-pruning of branches of Scots pine in southern and central Finland », *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 29, no. 5, p. 585–594.
- Mäkinen, H. et F. Colin. 1998. « Predicting branch angle and branch diameter of Scots pine from usual tree measurements and stand structural information », *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 28, p. 1686–1696.

- . 1999. « Predicting the number, death, and self-pruning of branches in Scots pine », *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 29, no. 8, p. 1225–1236.
- Mäkinen, H. et A. Mäkelä. 2003. « Predicting basal area of Scots pine branches », *Forest Ecology and Management*, vol. 179, p. 351–362.
- Mäkinen, H., R. Ojansuu, et P. Niemistö. 2003. « Predicting external branch characteristics of planted silver birch (*Betula pendula* Roth.) on the basis of routine stand and tree measurements », *Forest Science*, vol. 49, p. 301–317.
- Matziris, D. 1989. « Variation in growth and branching characters in black pine (*Pinus nigra* Arnold) of Peloponnesos », *Silvae Genetica*, vol. 38, no. 3-4, p. 77–81.
- Meredieu, C., F. Colin, et J.-C. Hervé. 1998. « Modelling branchiness of Corsican pine with mixed-effect models (*Pinus nigra* Arnold ssp. *laricio* (Poiret) Maire) », *Annales des sciences forestières*, vol. 55, p. 359–374.
- Morris, D., W. Parker, et R. Seabrook. 1992. « Some considerations when selecting young jack pine families using growth and form traits. », *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 22, no. 4, p. 429–435.
- MRNF. 2007. Ressources et industries forestières - portrait statistique Édition 2007.
- Parent, S. et C. Messier. 1995. « Effets d'un gradient de lumière sur la croissance en hauteur et la morphologie de la cime du sapin baumier régénéré naturellement », *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 25, no. 6, p. 878–885.
- Petersson, H. 1998. « Prediction of branch variables related to timber quality in *Pinus sylvestris* », *Scandinavian Journal of Forest Research*, vol. 13, p. 21–30.
- Pinheiro, J. et D. Bates. 2000. *Mixed-Effects Models in S and S-Plus*. Springer.
- Pinheiro, J., D. Bates, S. DebRoy, D. Sarkar, et the R Core team. 2008. *nlme : Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*. R package version 3.1-89.
- Roeh, R. et D. Maguire. 1997. « Crown profile models based on branch attributes in coastal Douglas-fir », *Forest Ecology and Management*, vol. 96, no. 1-2, p. 77–100.

- Rouvinen, S. et T. Kuuluvainen. 1997. « Structure and asymmetry of tree crowns in relation to local competition in a natural mature Scots pine forest », *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 27, no. 6, p. 890–902.
- Rudolph, T. et P. Laidly. 1990. *Silvics of North America*. T. 1, chapitre Jack Pine, p. 280–293. Washington, DC : USDA Forest Service.
- Samson, M., I. Bindzi, et L. Kamoso. 1996. « Représentation mathématique des noeuds dans le tronc des arbres », *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 26, no. 2, p. 159–165.
- Schneider, R., F. Berninger, C. H. Ung, P. Bernier, T. Zhang, et E. Swift. 2008a. « Calibrating jack pine allometric relationships with simultaneous regressions », *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 38, p. 2566–2578.
- Schneider, R., S. Y. Zhang, D. E. Swift, J. Bégin, et J. M. Lussier. 2008b. « Predicting selected wood properties of jack pine following commercial thinning », *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 38, no. 7, p. 2030–2043.
- Schuler, A. T. et J. K. Meil. 1990. « Markets, products and technology in the 21st century : A Canadian solid wood products perspective », *Forestry Chronicle*, vol. 66, no. 6, p. 567–571.
- Shinozaki, K., Y. Kyoji, K. Hozumi, et T. Kira. 1964. « A quantitative analysis of plant form — pipe model theory i. basic analyses », *Japanese Journal of Ecology*, vol. 14, no. 3, p. 97–105.
- Sievänen, R., E. Nikinmaa, P. Nygren, H. O.-L. J. Perttunen, et H. Hakula. 2000. « Components of functional-structural tree models », *Annals of Forest Science*, vol. 57, p. 399–412.
- Ulvcrona, K., S. Claesson, K. Sahlen, et T. Lundmark. 2007. « The effects of timing of pre-commercial thinning and stand density on stem form and branch characteristics of *Pinus sylvestris* », *Forestry*, vol. 80, no. 3, p. 323–335.

- Umeki, K., et K. Kikuzawa. 2000. « Patterns in individual growth, branch population dynamics, and growth and mortality of first-order branches of *Betula platyphylla* in northern Japan », *Annals of Forest Science*, vol. 57, p. 587–598.
- Vestøl, G., F. Colin, et M. Loubère. 1999. « Influence of progeny and initial stand density on the relationship between diameter at breast height and knot diameter of *Picea abies* », *Scandinavian Journal of Forest Research*, vol. 14, no. 5, p. 470–480.
- Weiskittel, A., D. Maguire, et R. Monserud. 2007. « Modeling crown structural responses to competing vegetation control, thinning, fertilization, and swiss needle cast in coastal douglas-fir of the pacific northwest, usa », *Forest Ecology and Management*, vol. 245, no. 1-3, p. 96–109.
- Wilson, B. F. 2000. « Apical control of branch growth and angle in woody plants », *American Journal of Botany*, vol. 87, no. 5, p. 601–607.
- Woollons, R., A. Haywood, et D. McNickle. 2002. « Modeling internode length and branch characteristics for *Pinus radiata* in New Zealand », *Forest Ecology and Management*, vol. 160, p. 243–261.
- Xu, M. et T. Harrington. 1998. « Foliage biomass distribution of loblolly pine as affected by tree dominance, crown size, and stand characteristics », *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 28, no. 6, p. 887–892.
- Zhang, S., G. Chauret, I. Duchesne, et R. Schneider. 2005. Maximizing the value of jack pine resource. Rapport, Forintek Canada Corp.
- Zhang, S., G. Chauret, D. E. Swift, et I. Duchesne. 2006. « Effects of precommercial thinning on tree growth and lumber quality in a jack pine stand in New Brunswick, Canada », *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 36, p. 945–952.
- Zhang, S., Y. Corneau, et G. Chauret. 1998. Impact of precommercial thinning on tree and wood characteristics, product quality and value in balsam fir. Rapport no. Project 1108 / Publication 39, Canadian Forest Service, Sainte-Foy, Quebec.